Bull. Mus. natl. Hist. nat., Paris, 4e sér., **14**, 1992,
section A, n° 2 : 473-481.

Biogéographie des espèces du groupe naturel « *Tityus clathratus* » (Chelicerata, Scorpiones, Buthidae)

par Wilson R. Lourenço

Résumé. — Une nouvelle synthèse biogéographique est proposée pour les onze espèces associées au groupe naturel de Scorpions défini en tant que « *Tityus clathratus* ». Les modèles actuels de distribution et de différenciation sont discutés à partir de considérations fondées sur des facteurs historiques et écologiques.

Abstract. — A new biogeographic synthesis is proposed to the eleven species associated to the natural group of scorpions defined as '*Tityus clathratus*'. The present patterns of distribution and differentiation are discussed taking in consideration the influence of historical and ecological factors.

W. R. Lourenço, *Université Pierre et Marie Curie, UFR des Sciences de la Vie, 4, pl. Jussieu, F-75252 Paris cedex 05.*

Introduction

Le genre *Tityus* (famille des Buthidae) est celui qui présente la plus importante richesse spécifique parmi les genres mondiaux de Scorpions; plus d'une centaine d'espèces sont répertoriées. Le seul travail monographique qui ait traité de la totalité des espèces connues, à l'époque de sa rédaction, est celui de Mello-Leitão (1945). Ce travail est cependant très désactualisé tant sur le plan de la nomenclature que sur le plan du concept de l'espèce et ne présente plus guère qu'un intérêt historique.

Face à la très grande difficulté présentée par le genre *Tityus* pour toute étude globale concernant sa phylogénie et sa biogéographie, plusieurs auteurs ont entrepris des études partielles sur un nombre limité d'espèces du genre, soit par régions géographiques (Maury, 1979; Gonzalez-Sponga, 1984), soit en partant de la définition de groupes naturels d'espèces à l'intérieur du genre (Lourenço, 1984*a*, *b*, 1987*a*; Lourenço et Eickstedt, 1987).

A présent, on constate qu'aucune de ces approches ne semble satisfaisante, en l'absence d'une réelle analyse portant sur la totalité des éléments d'un groupe naturel donné, associée à des études sur les milieux naturels dans lesquels ils habitent.

Une analyse globale du genre *Tityus* a été entreprise par nos soins depuis une quinzaine d'années; non encore terminée, elle se fonde sur des bases évolutives, écologiques et biogéographiques. Ainsi, l'approche présentée ici n'est qu'une partie de ce travail en préparation, qui porte sur un groupe naturel désormais bien défini : le groupe naturel

d'espèces « *Tityus clathratus* ». Ce groupe a déjà fait l'objet d'une étude partielle par LOURENÇO (1984*a*). Depuis, d'autres espèces appartenant à ce groupe ont été décrites (FRANCKE et STOCKWELL, 1987; LOURENÇO, 1991), et une nouvelle espèce se rattachant à ce groupe est décrite dans la présente note.

Tityus betschi n. sp.
(Fig. 1 à 4)

MATÉRIEL-TYPE : Holotype femelle : Colombie, Depto. Valle del Cauca; Parque Nacional Farallones de Cali (Cerca a Pance, 1450 m alt., en techo de un rancho rural), IX, 1988, leg. E. FLOREZ. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MNHN-RS-8552.

ÉTYMOLOGIE : Le nom spécifique est créé en hommage à notre collègue le Dr. Jean-Marie BETSCH du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

DESCRIPTION

Coloration générale jaunâtre avec des taches châtain brunâtre. Prosoma jaunâtre avec des taches brunâtres diffuses; tubercule oculaire et yeux latéraux noirâtres. Mesosoma : tergites I

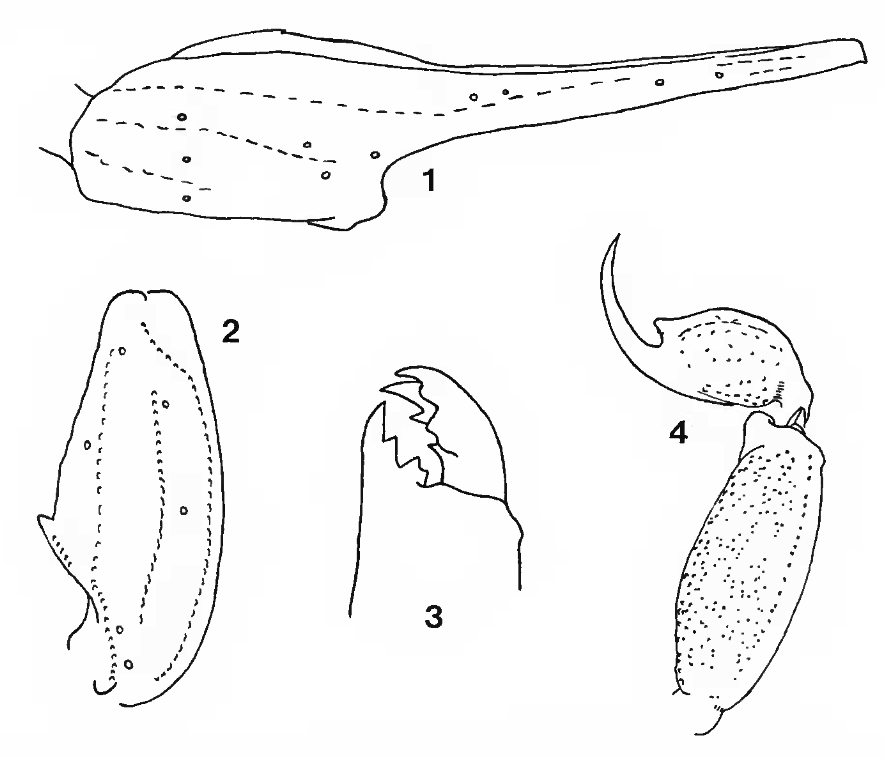


FIG. 1 à 4. — *Tityus betschi*, holotype ♀ : 1, pince, vue externe; 2, tibia, vue dorsale; 3, chélicère; 4, Ve anneau du métasoma et telson, vue latérale.

à VII avec le même dessin que la plaque prosomienne. Sternites jaune brunâtre avec des taches diffuses dans la région postérieure de chaque sternite. Metasoma : anneaux caudaux I à V jaunâtres, avec des taches brunâtres plus diffuses que celles du prosoma et du mesosoma. Telson jaune rougeâtre avec des taches très estompées. Peignes, opercule génital, sternum, hanches et processus maxillaires ocre-jaune. Pattes et pédipalpes jaunâtres, avec des taches brunâtres diffuses. Chélicères jaunâtres avec des taches noires dans sa partie antérieure.

Prosoma : front de la plaque prosomienne avec une échancrure frontale moyennement marquée. Tubercule oculaire antérieur par rapport au centre de la plaque prosomienne ; yeux médians séparés par plus d'un diamètre oculaire ; trois paires d'yeux latéraux. Plaque prosomienne faiblement granulée ; carènes médianes oculaires allant du bord antérieur jusqu'en arrière du tubercule oculaire ; carènes médianes postérieures moyennement marquées ; sillon interoculaire bien marqué.

Mesosoma : tergites moyennement granulés ; carène axiale présente sur tous les tergites ; tergite VII avec cinq carènes, l'axiale limitée au tiers antérieur ; les deux médianes et les deux latérales fusionnées dans la région proximale. Sternites très peu granulés ; stigmates linéaires. Peignes avec 13-13 dents ; lame basilaire intermédiaire non dilatée.

Metasoma : anneau I avec 10 carènes ; anneaux II à IV avec 8 carènes ; anneau V avec 5 carènes ; espaces intercarénaux faiblement ou moyennement granulés ; vésicule peu granulée ; épine sous-aiguillonnaire rhomboïdale et importante, avec deux granules ventraux.

Pédipalpes : fémur à 5 carènes, tibia à 7 carènes, la carène interne-dorsale à granules spiniformes. Pince avec 9 carènes. Tranchant des doigts mobiles avec 14-14 séries de granules. Chélicères avec la dentition comme chez d'autres *Tityus*. Trichobothriotaxie : A-Alpha, orthobothriotaxique.

Mensurations (en mm) *de l'exemplaire décrit* : Prosoma, longueur 4,2 ; largeur antérieure 2,9. Anneau caudal I, longueur 2,6 ; largeur 2,1. Anneau caudal V, longueur 5,2 ; largeur 1,7 ; hauteur 1,8. Vésicule, largeur 1,6 ; hauteur 1,5. Pince, largeur 1,6 ; hauteur 1,4. Doigt mobile, longueur 5,3.

BIOGÉOGRAPHIE DES ESPÈCES DU GROUPE NATUREL « *Tityus clathratus* »

Au total onze espèces peuvent être incluses dans le groupe naturel « *Tityus clathratus* ». Elles sont réparties en trois sous-groupes selon leurs affinités phylogénétiques et selon leurs « patterns » de distribution géographique.

PREMIER SOUS-GROUPE :

— *Tityus paraguayensis* Kraepelin, habitant du chaco, formation végétale ouverte semi-xérophytique de la région méridionale de l'Amérique du Sud (LOURENÇO, 1990) ;

— *Tityus mattogrossensis* Borelli, espèce des cerrados du centre du Brésil (LOURENÇO, 1979).

Deuxième sous-groupe :

— *Tityus pusillus* Pocock, endémique de la région nord de la forêt atlantique du Brésil, dans l'État de Pernambuco (Lourenço, 1982);
— *Tityus silvestris* Pocock et *Tityus bastosi* Lourenço, deux espèces à distribution fondamentalement amazonienne; la première est répartie sur l'ensemble de l'Amazonie, avec une légère pénétration sur la région guyanaise (Lourenço, 1988*a*); la deuxième est présente sur la région occidentale de l'Amazonie (Lourenço, 1984*a*);
— *Tityus clathratus* Koch, à distribution typiquement guyanaise qui déborde légèrement sur les îles continentales du Vénézuela, et *Tityus atriventer* Pocock, endémique de l'île de Grenade (Lourenço, 1984*c*); ces deux espèces sont des vicariantes.

Troisième sous-groupe :

— *Tityus columbianus* (Thorell) et *Tityus betschi* n. sp., deux espèces vicariantes; elles habitent respectivement des savanes d'altitude et des forêts sèches de semi-altitude en Colombie;
— *Tityus tayrona* Lourenço et *Tityus ocelote* Stockwell et Francke; la première espèce habite les forêts humides de Santa Marta en Colombie (Lourenço, 1991); la deuxième est connue des forêts humides du Costa Rica.

Il va de soi que le présent inventaire des espèces du groupe naturel « *Tityus clathratus* » ne peut encore être considéré comme définitif.

Au vu de la très grande homogénéité morphologique des espèces du groupe, une analyse phylogénétique précise s'avère très difficile; la caractérisation des apomorphies et des plésiomorphies apparaît comme peu réalisable à partir des seuls caractères morphologiques généraux. De ce fait, la définition des sous-groupes est également fondée sur d'autres caractères que ceux tirés de la morphologie, avec une tentative d'optimisation des données écologiques et biogéographiques (tabl. I).

Les « patterns » actuels de répartition et de différenciation des espèces du groupe « *Tityus clathratus* »

La figure 5 représente la répartition actuelle connue des onze espèces associées au groupe « *T. clathratus* ». L'évolution même des aires de répartition des diverses espèces est conséquence à la fois des facteurs historiques responsables de l'évolution de la région mais aussi des stratégies adaptatives (facteurs écologiques) spécifiques de chacune des espèces (tabl. I).

Les Scorpions correspondent en général à des souches génétiques anciennes; ainsi, on peut estimer que le groupe « *T. clathratus* » correspond à une lignée existant déjà depuis le Tertiaire supérieur au moins (Schwaller, 1982).

Comme tous les *Tityus*, ceux du groupe « *T. clathratus* » ont leur centre d'origine en Amérique du Sud; cependant, on ne peut encore affirmer lequel des deux boucliers, guyanais ou brésilien (Haffer, 1981), a été le foyer d'origine du groupe au cours du Tertiaire.

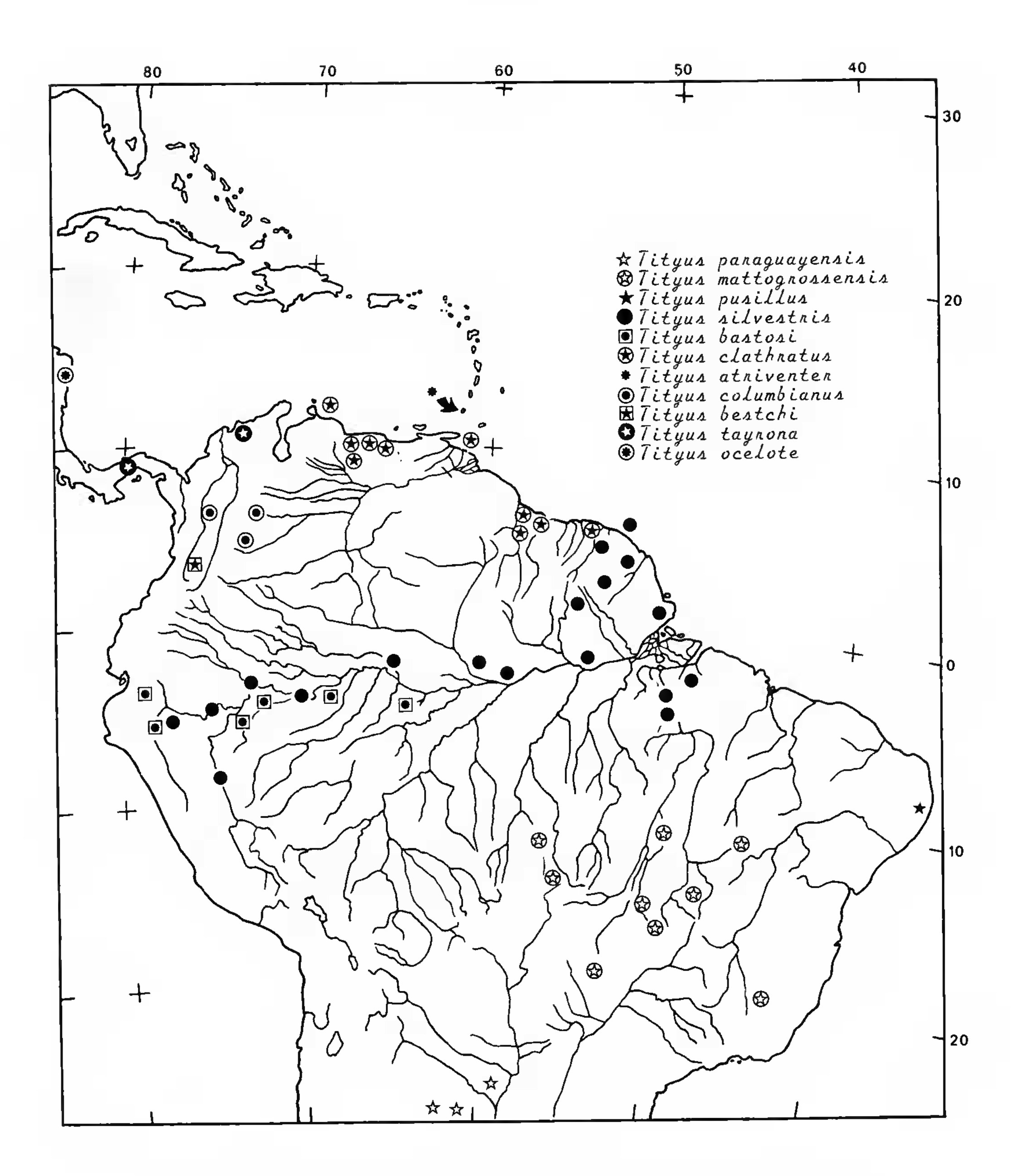


FIG. 5. — Répartition géographique des espèces du groupe « *T. clathratus* ».

TABLEAU I. — Caractéristiques écologiques et biologiques des espèces du groupe « *T. clathratus* ».

ESPÈCE	HABITAT	MICRO-HABITAT	MORPHOLOGIE	BIOLOGIE REPRODUCTRICE
T. mattogrossensis	cerrado	s/termitières, bois, pierres; dans palmiers	monomorphe	sexuée
T. paraguayensis	chaco	s/bois	monomorphe	sexuée
T. pusillus	forêt humide	s/pierres; litière	monomorphe	sexuée
T. silvestris	forêt humide	dans litière et palmiers	polymorphe; ochlospecies	sexuée
T. bastosi	forêt humide	dans litière	polymorphe; ochlospecies	sexuée
T. clathratus	forêt humide et sèche	dans litière; s/bois	polymorphe; cline	sexuée
T. atriventer	forêt humide	dans litière; s/bois	monomorphe	sexuée
T. tayrona	forêt humide	dans litière; s/bois	monomorphe	sexuée
T. ocelote	forêt humide	dans litière	monomorphe	sexuée
T. columbianus	savane d'altitude	s/pierres	monomorphe	sexuée et parthenogénétique
T. betschi	forêt sèche	s/bois	monomorphe	sexuée

Les parentés phylogénétiques sont en général corrélées avec les distributions géographiques, voire avec certains traits de l'écologie des espèces (tabl. I). Les aspects suivants peuvent être mis en évidence :

— *Tityus mattogrossensis* et *Tityus paraguayensis* sont des espèces habitant exclusivement des formations végétales ouvertes du type savanicole, dans les régions centrale et méridionale d'Amérique du Sud.

— *Tityus pusillus*, endémique de la région nord de la forêt atlantique, a dû s'isoler des espèces amazoniennes par suite de la disparition des ponts entre les deux forêts humides (ANDRADE-LIMA, 1982; LOURENÇO, 1988*b*).

— *Tityus clathratus*, espèce adaptée aux forêts humides dans la région guyanaise, affiche une répartition disjointe; les populations que l'on retrouve au nord du Vénézuela et sur ses îles continentales habitent des milieux forestiers beaucoup plus secs (fig. 5).

— *Tityus atriventer*, espèce vicariante de *T. clathratus*, est le résultat d'une dispersion du groupe vers les Antilles avec différenciation postérieure due à son isolement dans l'île de Grenade. Cette dispersion a probablement eu lieu au cours des très importantes glaciations du Quaternaire; pendant cette période, le niveau des mers a connu de très importantes réductions, de l'ordre de 100 à 150 m (LOURENÇO, 1987*b*); de ce fait, la distance entre l'Amérique du Sud et l'île de Grenade fut réduite de 125 km à environ 30 km, du fait de l'émersion des bancs (GRIFFITHS et KLINGENER, 1988).

— *Tityus silvestris* et *Tityus bastosi* sont des espèces à large répartition sur l'Amazonie; elles affichent toutes les deux un polymorphisme du type ochlospecies (LOURENÇO, 1988). Cette variabilité génétique, exprimée morphologiquement, met en évidence, lorsqu'elle est corrélée avec les « patterns » de distribution, des caractéristiques d'une colonisation « récente » du bassin amazonien, qui a dû se réaliser progressivement à la suite de la réexpansion de la forêt

humide après l'événement du dernier épisode sec. En outre, si l'hypothèse de l'existence d'un grand lac sur le bassin amazonien dans des périodes récentes est retenue (cf. Lago Amazonas), la colonisation de cette région par les deux espèces ne peut être datée que postérieurement à la disparition du lac en question (FRAILEY *et al.*, 1988; MORI, 1991).

— *Tityus columbianus* et *T. betschi* habitent dans des milieux secs respectivement savanicoles et forestiers dans les cordillères occidentale et orientale de Colombie.

— *Tityus tayrona* et *Tityus ocelote* habitent des milieux du type forêt humide. La première espèce aurait pu se différencier dans le centre d'endémisme Santa Marta en Colombie (LOURENÇO, 1991), tandis que la deuxième a pu subir sa différenciation au Costa Rica en Amérique centrale, par suite de la dispersion et de la colonisation de cette région par des éléments du groupe en association avec des périodes d'isolement.

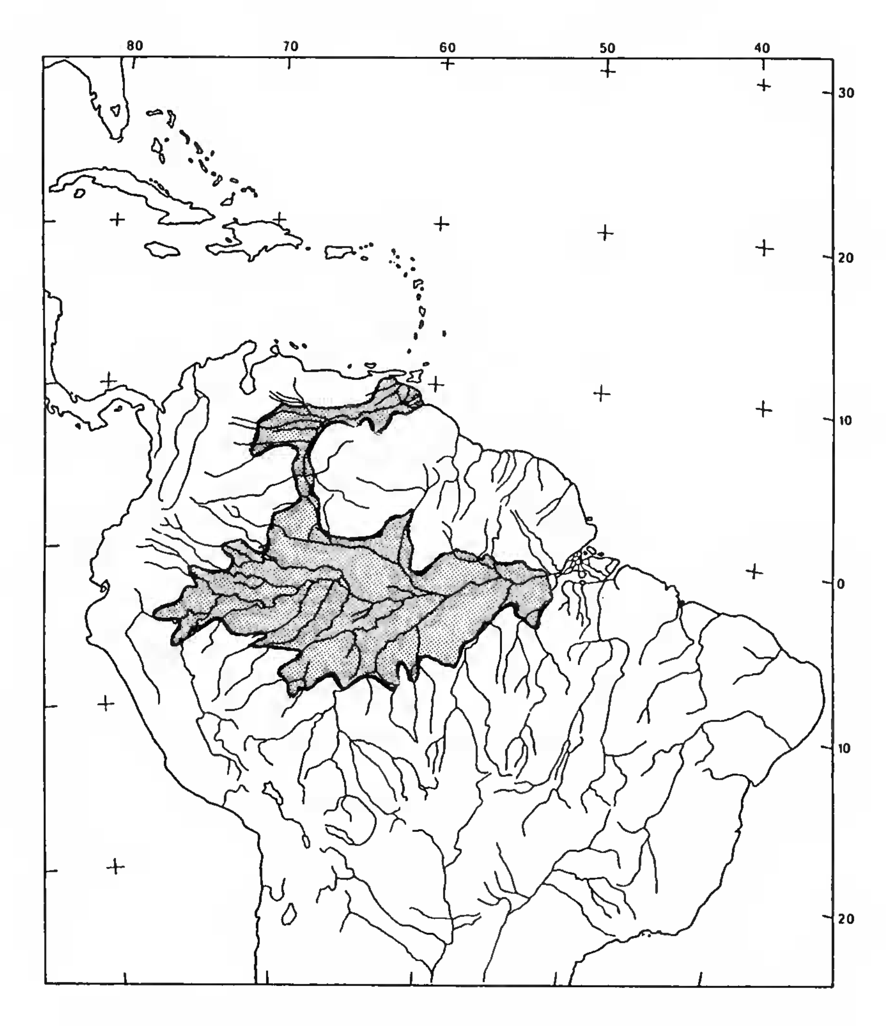


FIG. 6. — L'étendue du « Lago Amazonas » d'après FRAILEY *et al.* (1988).

Conclusions

Si *Tityus mattogrossensis* et *Tityus paraguayensis* sont des espèces adaptées à des formations végétales ouvertes, partiellement xérophytiques, elles sont néanmoins séparées par une barrière représentée par le « Pantanal » du Mato Grosso, zone beaucoup plus humide et inondée annuellement; cette barrière écologique est ainsi très efficace.

Tityus pusillus est endémique de la forêt atlantique située sur la région côtière de l'État de Pernambuco au Brésil. La très vaste dégradation de cette forêt impose un net recul des populations animales jusqu'à leur totale disparition (Prance et Campbell, 1988). Cette espèce très menacée d'une disparition totale a dû avoir jadis une répartition plus importante.

La distribution disjointe de *Tityus clathratus* pourrait être expliquée à partir de la théorie du « Lago Amazonas » qui aurait existé à la fin du Pléistocène et au début de l'Holocène (fig. 6). En fait, l'étendue de ce lac, proposée par Frailey *et al.* (1988), recouvre bien la zone de disjonction dans la distribution actuelle de *T. clathratus*.

En se fondant également sur l'hypothèse du « Lago Amazonas », il est possible de postuler que les répartitions actuelles de *Tityus silvestris* et de *Tityus bastosi* sont les plus récemment établies, parmi celles des espèces du groupe « *T. clathratus* »; elles sont très probablement encore en voie d'expansion. La condition d'ochlospecies est en général en corrélation avec les caractéristiques d'une différenciation et d'une distribution récentes (Prance, 1982; Lourenço, 1988*a*).

Les différenciations de *Tityus tayrona*, *Tityus columbianus* et de *Tityus betschi* semblent être associées à des refuges quaternaires qui se sont retrouvés isolés à plusieurs reprises au cours de l'alternance des épisodes secs et humides (Lourenço, 1986; Lourenço et Florez, 1990).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Andrade-Lima, D., 1982. — Present-Day forest refuges in northeastern Brazil. *In* : G. T. Prance (ed.), Biological Diversification in the tropics, pp. 245-251. Columbia Univ. Press, New York.

Frailey, C. D., E. L. Lavina, A. Rancy and J. P. Souza Filho, 1988. — A proposed Pleistocene/Holocene lake in the amazon basin and its significance to amazonian geology and biogeography. *Acta amazonica*, **18** (3-4) : 119-143.

Francke, O. F., and S. A. Stockwell, 1987. — Scorpions from Costa Rica. *Spec. Publ. Mus. Texas Tech. Univ.*, **25** : 1-65.

Gonzalez-Sponga, M. A., 1984. — Escorpiones de Venezuela. Cuadernos Lagoven : 126 pp.

Griffiths, T. A., and D. Klingener, 1988. — On the distribution of Greater Antillean Bats. *Biotropica*, **20** (3) : 240-251.

Haffer, J., 1981. — Aspects of neotropical bird speciation during the Cenozoic. *In* : G. Nelson and D. E. Rosen (eds.), Vicariance biogeography : A critique, pp. 371-394. Columbia Univ. Press, New York.

LOURENÇO, W. R., 1979. — Le Scorpion Buthidae : *Tityus mattogrossensis* Borelli, 1901 (morphologie, écologie, biologie et développement postembryonnaire). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4ᵉ sér., **1**, A, (1) : 95-117.

— 1982. — Contribuição ao conhecimento sistematico e biologico de *Tityus pusillus* Pocock, 1893 (Scorpiones, Buthidae). *Rev. nordest. Biol.*, **5** (1) : 35-43.

— 1984*a*. — Analyse taxonomique des Scorpions du groupe *Tityus clathratus* Koch, 1845 (Scorpiones, Buthidae). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4ᵉ sér., **6**, A, (2) : 349-360.

— 1984*b*. — Étude systématique de quelques espèces appartenant au complexe *Tityus forcipula* (Gervais, 1844) (Scorpiones, Buthidae). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris, 4ᵉ sér., **6**, A, (3) : 729-739.

— 1984*c*. — Considérations sur les espèces de *Tityus* (Scorpiones, Buthidae) décrites des Petites Antilles. *Rev. Arachnol.*, **5** (3) : 91-105.

— 1986. — Diversité de la faune scorpionique de la région amazonienne; centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana*, **9** (4) : 559-580.

— 1987*a*. — Considerações sistematicas sobre *Tityus magnimanus* Pocock, 1897 (Scorpiones, Buthidae) e espécies associadas. *Rev. brasil. Biol.*, **47** (4) : 565-572.

— 1987*b*. — Les modèles évolutifs des Scorpions néotropicaux et la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **63** (3) : 75-88.

— 1988*a*. — Diversité biologique et modalités de la spéciation chez les Scorpions amazoniens; *Tityus silvestris* Pocock, un cas particulier de polymorphisme. *C. r. Acad. Sci., Paris*, sér. 3, **306** : 463-466.

— 1988*b*. — Première évidence de la présence d'une faune scorpionique amazonienne relictuelle dans les « Brejos » de la Caatinga du nord-est du Brésil. *Bull. Soc. scient. Bretagne*, **59**, nº H.S. I : 147-154.

— 1990. — Caractéristiques biogéographiques de la Caatinga brésilienne. Associations avec le Chaco et d'autres formations végétales ouvertes de l'Amérique du Sud. L'exemple des Scorpions. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **66** (4) : 149-169.

— 1991. — Les Scorpions de Colombie. II. Les faunes des régions de Santa Marta et de la Cordillère orientale. Approche biogéographique (Arachnida : Scorpiones). *Senckenberg. biol.*, **71** (4-6) : 275-288.

LOURENÇO, W. R., et V. R. D. VON EICKSTEDT, 1987. — Contribuição ao conhecimento taxonômico dos escorpiões associados ao grupo *Tityus melanostictus* Pocock, 1893 (Scorpiones, Buthidae). *Mém. Inst. Butantan*, **49** (3) : 87-95.

LOURENÇO, W. R., et E. FLOREZ, 1990. — Scorpions (Chelicerata) de Colombie. IV. Biogéographie et diversité biologique des Scorpions de Colombie, avec des commentaires sur les refuges quaternaires. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **66** (2) : 65-74.

MAURY, E. A., 1979. — Apuntes para una zoogeografia de la escorpiofauna argentina. *Acta zool. lilloana*, **35** : 703-719.

MELLO-LEITÃO, C., 1945. — Escorpiões sul-americanos. *Arq. Mus. nac.*, **40** : 1-468.

MORI, S. A., 1991. — The guayana lowland floristic province. *C. r. Soc. Biogéogr.*, **67** (2) : 67-75.

PRANCE, G. T., 1982. — Forest refuges : Evidence from Woody Angiosperms. *In* : G. T. PRANCE (ed.), Biological Diversification in the tropics, pp. 137-158. Columbia Univ. Press, New York.

PRANCE, G. T., and D. G. CAMPBELL, 1988. — The present state of tropical floristics. *Taxon*, **37** (3) : 519-548.

SCHWALLER, W., 1982. — Zwei weitere Skorpione in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung : Arachnida, Scorpionida). *Stutt. beitr. naturk.*, Stuttgart, B, **82**, 14S. : 1-14.